

Prof. Angelo Cesare Bruni

APPUNTI SULLA MORFOLOGIA DELLA
PARS NEGLECTA DEL LABIRINTO ACUSTICO
DI « BUFO VULGARIS »

Nel labirinto membranoso degli anfibi anuri, in corrispondenza del sacco, immediatamente al disotto della porzione mediale posteriore del setto, attraversato dal forame utriculosacculare, si nota un diverticolo sacciforme, che contiene un'area neuroepiteliale innervata da un rametto della branca ampollare posteriore del n. acustico e provvoluta di un organo di copertura assai voluminoso.

Scoperto da Deiters nella rana, questo diverticolo venne interpretato come un primo accenno a parti della chiocciola: la parte iniziale secondo alcuni, la parte basilare secondo altri (*). Un'area neuroepiteliale, avente la medesima innervazione, venne poi trovata in molti pesci ossei. Ma gravi dubbi sull'esattezza della interpretazione sorsero, quando Retius non solo constatò che formazioni omologhe di questa possono occupare sedi svariate nel pavimento dell'utricolo, vicino al canale utriculosacculare (pesci) o nelle pareti dello stesso canale (alcuni elasmobranchi, alcuni anfibi), ma, passando dagli anfibi ai sauropsidi, la vide, ancora in sedi diverse, o nell'utricolo (rettili), o nell'ampolla del canale semicircolare posteriore (uccelli), in forma rudimentale. Basta questo fatto a dimostrare che non si tratta di una parte della chiocciola, poichè in questo caso dovrebbe seguire un'evoluzione parallela a quella di tale organo. Perciò, modificando le sue primitive vedute, Retius propose per l'area neuroepiteliale in questione il nome di *macula neglecta* ed il nome di

(*) Per la storia di queste formazioni vedasi: OKAJIMA, K — *Macula und Pars acustica neglecta* — *Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl.* Bd, XXI: 1913, pag. 143.

pars neglecta per l'organo, bene sviluppato negli anfibii anuri, che la contiene, tenendo conto che l'una e l'altro per lungo tempo passarono inosservati. Successivamente la macula neglecta venne scoperta, in forma anche più rudimentale, nei mammiferi e nell'uomo (Alexander, Wittmaack, Stütz, Benjamin ed altri).

Nel frattempo la questione diventava più confusa, perchè i cugini Sarasin nei cecillidi scoprivano l'esistenza contemporanea di due maculae neglectae, una nell'utricolo, l'altra nel sacco, e più tardi Fleissig confermava tale reperto nel gecko.

Okajima tentò di portare un poco di ordine in tanta complessità di reperti, col ricercare le omologie. La macula neglecta dell'utricolo dei pesci e dei sauropsidi avrebbe il suo omologo nella macula neglecta dell'utricolo, scoperta dai Sarasin in *ichthyophis*, ed in un'area ad epitelio alto, che si trova nel canale utriculosacculare di alcuni anfibii. La macula descritta da Fleissig nel canale utriculosacculare del gecko col nome di macula di Sarasin corrisponderebbe all'epitelio alto del forame utriculosacculare dei pesci ed alla macula neglecta del sacco degli anfibii. Volendo adottare una nomenclatura scientifica, ritiene che si dovrebbero sostituire alle denominazioni di macula e rispettivamente *pars neglecta*, quelle di *macula* e *pars utriculosaccularis*.

La cosa che ad ogni modo appare meglio assodata è che le diverse maculae neglectae dei vertebrati e la *pars neglecta* degli anfibii non hanno nessuna relazione con la chiocciola dei vertebrati superiori, poichè raggiungono il massimo sviluppo negli anfibii e sono rudimentali nei sauropsidi e nei mammiferi.

Ciò premesso, anche per l'interpretazione fisiologica, ha sicuramente importanza il determinare la derivazione della macula neglecta degli anfibii anuri, come pure lo stabilire se essa è ricoperta da una cupola, da una membrana otolitica, da una membrana tectoria, o da qualche altra formazione; se cioè morfologicamente è paragonabile ad una cresta acustica, ad una macula acustica o ad un organo di recezione dei suoni, oppure se ha dei caratteri speciali.

Alcune ricostruzioni plastiche, eseguite col metodo di Born, allo scopo di avere una guida sicura per l'interpretazione delle diverse parti del labirinto, in uno studio sull'istogenesi degli organi di copertura delle creste e delle macule

acustiche (studio che sta conducendo a termine il dottor Donadei nel mio laboratorio), mi permettono di portare un contributo alla soluzione delle accennate questioni, che fino ad ora non sono state molto studiate.

Per ciò che si riferisce al modo di separarsi delle maculae neglectae dall'area neuroepiteliale primitivamente comune per tutto il labirinto, dobbiamo ricordare che Retius, basandosi sulla innervazione dal nervo ampollare posteriore, suppone che si tratti di una parte separatasi dalla cresta dell'ampolla del canale semicircolare posteriore, ed Alexander è della stessa opinione. Krause invece le fa derivare da un residuo di epitelio alto, che si conserverebbe tra le macule del sacco e dell'utricolo, quando queste si separano fra di loro.

Le prime osservazioni dirette sono quelle di Fleissig, che nel gecko osservò la derivazione delle due maculae neglectae, presenti in questo rettile, dalla macula della parte inferiore del labirinto (macula del sacco), dopo che sono intervenute una prima separazione, che isola una macula comune alle ampolle anteriore e laterale ed al recesso anteriore dell'utricolo, da un'altra comune all'ampolla posteriore, all'area neglecta, al sacco, alla pars basilaris e alla lagena, ed una seconda separazione, per cui da quest'ultima macula comune si isola il neuroepitelio della ampolla posteriore.

Seguirono le osservazioni di Okajima, il quale in un urodelo giapponese, l'*hinobius* ed anche in embrioni di salmone, vide la derivazione diretta dell'area neuroepiteliale della pars neglecta da quella del sacco. Confermarono questi dati Wenig in *pelobates fuscus* e Benjamin in pesci ossei. In sauropsidi e mammiferi, secondo Benjamin, la macula neglecta avrebbe il suo abbozzo nella parte laterale dell'utricolo.

Ad Okajima dobbiamo anche le nostre conoscenze sullo sviluppo della pars neglecta degli anfi. Non si tratterebbe veramente di una evaginazione della parete mediale del labirinto, bensì della formazione di due pieghe, che si elevano dalla parete mediale verso la cavità, una superiore, più precoce nella sua comparsa, nel punto di passaggio tra la parte rivestita di epitelio alto e quella rivestita di epitelio pavimentoso, l'altra determinata dallo spostamento mediale che subisce il dotto perilinfatico durante il suo sviluppo. La piega superiore è quella che porta il neuroepitelio, l'inferiore, essendo dovuta ad una trazione, presenta un notevole assotti-

gliamento, indicato col nome di area timpanale di Harrison, la quale area, per essere in immediato rapporto col dotto perilinfatico, è probabile, secondo Okajima, abbia importanza per la funzione acustica.

Posseggo due ricostruzioni plastiche, nelle quali sono messe in evidenza tutte le particolarità della superficie interna del labirinto membranoso di *bufo vulgaris*. Una, eseguita all'ingrandimento di 50 d., dimostra presso a poco le disposizioni che si osservano nell'adulto, essendo ricavata da un girino che ha compiuta la metamorfosi, ma l'altra, eseguita a 100 d. da un girino molto più indietro nello sviluppo, lascia vedere le aree neuroepiteliali in via di separazione dall'area comune di epitelio alto della parete mediale del labirinto. Si osserva in quest'ultimo, che, non essendo compiuta la separazione della *pars superior* dalla *pars inferior*, seno dell'utricolo, corpo dell'utricolo e sacco formano ancora una grande cavità comune, che in avanti comunica ampiamente con quella, pure comune, delle ampolle dei canali semicircolari laterale e superiore e del recesso anteriore dell'utricolo. Tuttavia un limite è segnato sulla parete mediale da un rialzo a guisa di cresta poco elevata ed a margine libero piuttosto acuto, e sulla parete laterale dall'avanzarsi di una piega frontale che si dirige verso la parete mediale. Questa piega in alto, poco sotto il luogo in cui termina caudalmente la parete ventrale del canale semicircolare superiore, si rivolge in addietro, continuando orizzontale per un breve tratto, cosicchè segna anche un primo cenno di separazione tra il sacco e il corpo dell'utricolo. Caudalmente la cavità comune utricolo-sacculare è separata dall'ampolla posteriore e dalla parte terminale del canale semicircolare laterale mediante un setto meno incompleto dell'anteriore, che, partendo dalla parete mediale del labirinto si porta lateralmente, essendo molto basso al suo inizio nella *pars superior* sopra il livello dello sbocco del canale semicircolare laterale, ma poi via via più alto fino a giungere ad aderire al canale semicircolare laterale (che nella sua parte terminale manca della parete volta verso la vesicola acustica) in tre punti, circoscrivendo con l'aderenza superiore e media l'orificio di sbocco di questo canale e con la media e l'inferiore un orificio transitorio di comunicazione fra lo stesso canale ed il sacco. La *pars basilaris*

cocleae appare già nettamente come una evaginazione emisferica, diretta caudalmente, della parete mediale del sacco, contro il margine d'impianto del setto caudale or ora descritto.

Avendo ricostruito con cera di altro colore le aree neuroepiteliali, ho potuto stabilire che sono completamente isolate quelle delle tre ampolle dei canali semicircolari. Le altre sono ancora parzialmente riunite, ma tutte perfettamente individuabili per la loro topografia. La fig. 1 dimostra in modo semi-

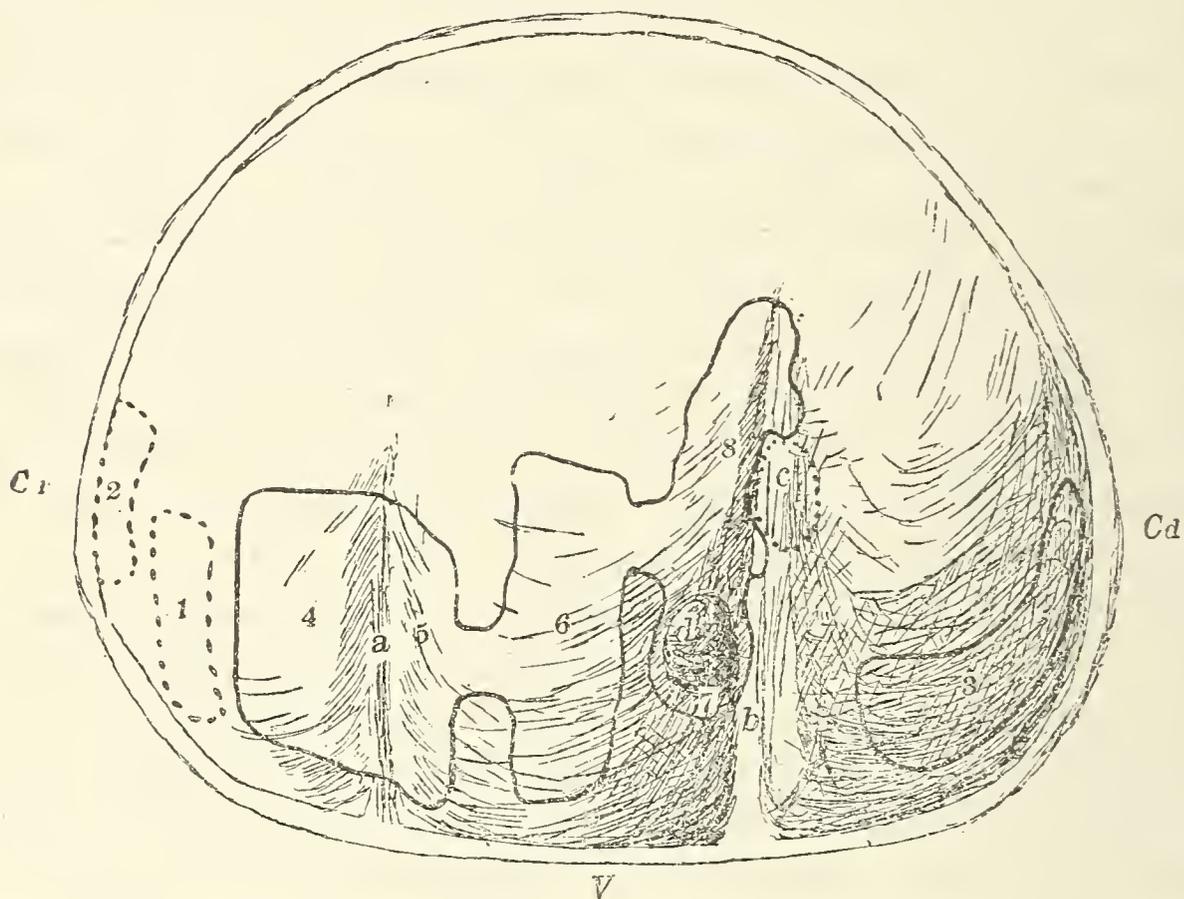


Fig. 1. — Schizzo della parete mediale del labirinto di un girino di bufo poco avanzato (da una ricostruzione plastica a 50 d.).

Cr, Cd, D, V = lati craniale, caudale, dorsale, ventrale; *a* = rilievo che accenna alla separazione fra sacco e recesso anteriore dell'utricolo. *b* = setto fra sacco e recesso posteriore dell'utricolo. *c* = contorno punteggiato dello sbocco del canale semicircolare laterale nella parete laterale. *d* = pars basilaris cocleae. 1-3 = aree neuroepiteliali delle ampolle. 4-8 = area neuroepiteliale comune al recesso anteriore dell'utricolo (4), al sacco (5), alla lagena (6) alla pars basilaris (7), alla pars neglecta (8).

schematico la parete mediale della vescicola acustica dall'interno, con la cresta craniale (*a*) ed il setto caudale (*b*), che delimitano la cavità utriculosacculare. Le aree neuroepiteliali sono delimitate da una linea piena, se appartengono alla pa-

rete mediale o alla parte mediale del pavimento della vescicola, da una punteggiata, se appartengono alla parete laterale. L'area più grande appare nettamente divisa da strozzamenti in tre parti; di queste la craniale è suddivisa in due per essere a cavaliere della cresta di delimitazione fra recesso anteriore dell'utricolo e sacco e corrisponde sicuramente alle macule ancora indivise del recesso dell'utricolo e del sacco; la media corrisponde al luogo in cui si formerà la lagena, ed è la macula della lagena; la caudale circonda ed invade l'evaginazione della pars basilaris in basso e si estende notevolmente in alto ed in addietro. In alto essa giunge molto sopra il livello dello sbocco del canale semicircolare laterale, in addietro invade anche un tratto della faccia caudale del setto fra la cavità utricolosacculare ed il recesso posteriore dell'utricolo, che fa capo all'ampolla posteriore. Dunque quest'area non corrisponde solo alla pars basilaris ed al luogo in cui, al disopra della pars basilaris si formerà la pars neglecta, ma ancora invade per un certo tratto il territorio del futuro utricolo e del suo recesso posteriore, il che mi pare abbia grande importanza morfologica, poichè, se le cose non sono molto diverse in altri animali, può concorrere e spiegare la presenza di maculae neglectae in altre sedi, e soprattutto in vicinanza dell'ampolla del canale semicircolare posteriore, come fu constatato specialmente in uccelli (Retzius) ed in mammiferi (Alexander, Benjamin).

L'altra questione, della quale intendo occuparmi, è quella della forma dell'organo di copertura della macula neglecta del bufo. Anche a questo riguardo vi sono discordanze di vedute e confusioni non lievi. Senza dubbio ciò dipende in gran parte dal diverso grado di evoluzione che l'organo presenta nei diversi animali. Il punto sul quale tutti gli autori concordano è che tale organo non consti di una membrana otolitica. Soltanto i Sarasin avrebbero trovato una massa di otoliti in *ichthyophis glutinosus*; Deiters, Hasse, Retzius, Fleissig, Okajima parlano di una membrana tectoria finemente striata. Kuhn, che ne fece uno studio accurato anche negli anuri, descrive una vera cupola, come quella delle creste acustiche, la quale a fresco appare chiara, splendente, omogenea; nei preparati osmici risulta striata e provvista di piccole cavità destinate a ricevere i peli acustici. Nel suo insieme la rappresenta come

una formazione allungata, divisa in una *pars major* ed una *pars minor*, grossa la prima, sottile la seconda. Stütz nota che la macula acustica dell'uomo e di altri mammiferi rassomiglia piuttosto ad una cresta, tanto più che è provvista di una specie di cupola, e Benjamin la denomina senz'altro IV cresta acustica. La stessa impressione ricavò Asai in rana e bufo, avendola vista provveduta di una vera e propria cupola.

Che la somiglianza strutturale dell'apparecchio di copertura della macula neglecta del bufo con la cupola di una cresta acustica sia perfetta è innegabile, parendomi però che anche la forma, oltre la struttura, debba essere tenuta presente, per chi voglia indagare la funzione della *pars neglecta*, ho ricostruito col solito metodo di Born la macula neglecta, e per gli opportuni paragoni la papilla basilaris ed una cresta acustica, con le formazioni che le coprono, all'ingrandimento di 100 d., servendomi per le due prime di un girino di bufo in via di metamorfosi, nel quale gli arti posteriori misurano 7 mm. e per la terza di un girino appena metamorfosato.

Il primo fatto che mi ha colpito è questo: la cosiddetta cupola della *pars neglecta* e la membrana tectoria della *pars basilaris* hanno già la loro forma definitiva (come risulta dal paragone con la descrizione e le figure di Kuhn), quando la cupola delle creste ampollari è appena al primo inizio della

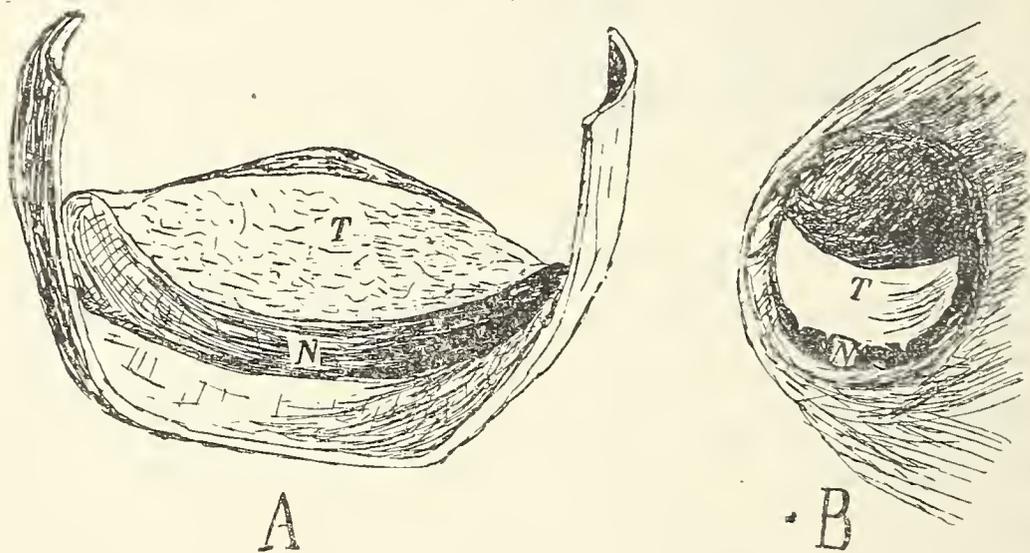


Fig. 2. -- Cresta e cupola dell'ampolla del canale semicircolare superiore di girino che ha compiuto la metamorfosi (A) e *pars basilaris* di girino in metamorfosi (B). Schizzi da ricostruzioni plastiche a 100 d. N = neuroepitelio, T = apparecchio di copertura.

sua formazione, o non è ancora affatto comparsa. Infatti per la mia ricostruzione della cresta ampollare del canale semicir-

colare superiore ho dovuto servirmi di un girino più avanzato nello sviluppo, e ciò malgrado, come appare in parte dalla figura 2, A, sopra il neuroepitelio si vede ancora una massa gelatinosa, tenue trasparente, ben delimitata, con granuli di pigmento e sferule più colorabili della grandezza di un nucleo, la quale massa giunge quasi a metà altezza del canale ampollare, e solo alla sua superficie rivolta verso il lume presenta una listerella addensata, molto sottile nel senso del minor diametro della cresta, avente la struttura complicatamente striata e l'aspetto tipico delle cupole definitive. Invece

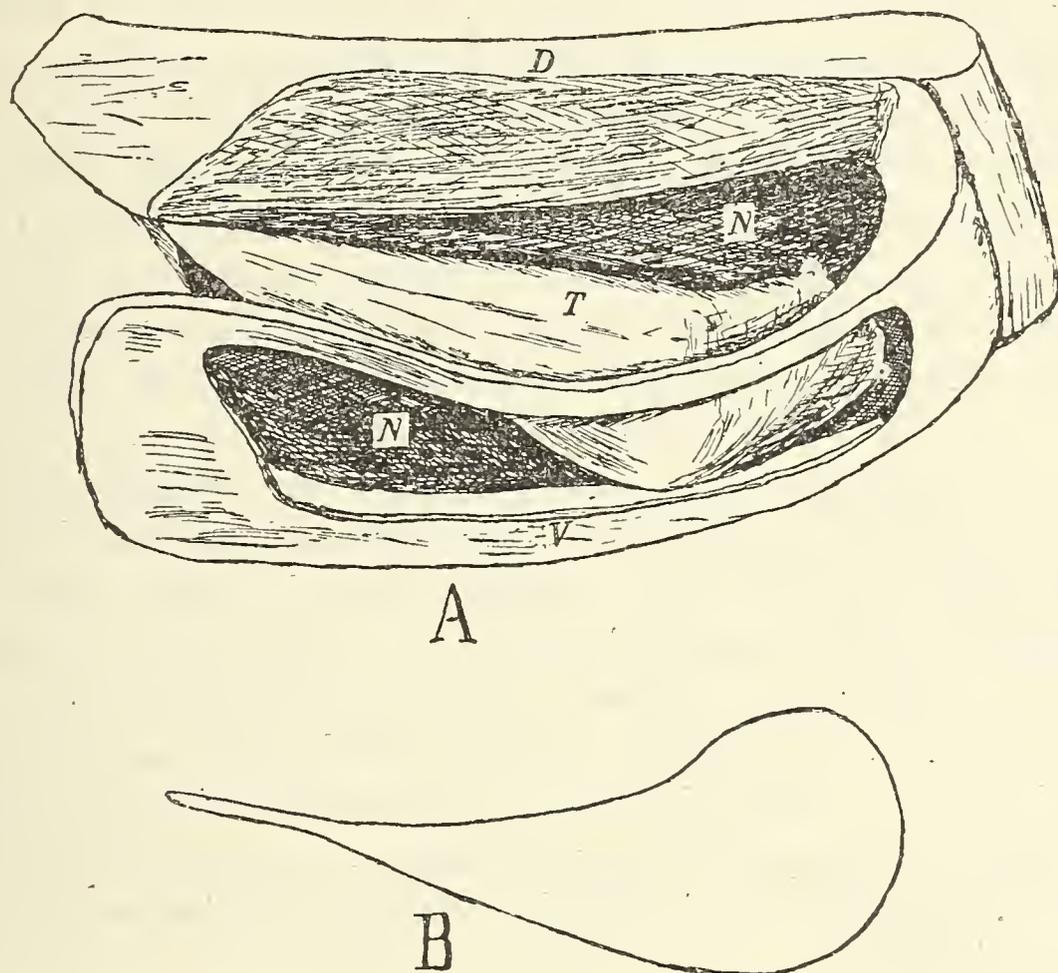


Fig. 3. — A Pars neglecta di girino in metamorfosi. Le pareti sono ampiamente aperte per dimostrare la cupola. D = parete dorsale, N = neuroepitelio, T = apparecchio di copertura (Schizzo da una ricostruzione plastica a 100 d.).

B Pianta della cupola della pars neglecta.

la cupola della pars neglecta ha completi i caratteri delle cupole mature, riposa quasi direttamente sulla superficie dell'epitelio sensoriale, e giunge, come già vide Asai, fino a toccare per breve tratto la parete opposta (quella inferiore, essendo il neuroepitelio nella superiore) della cavità sacciforme, che essa occupa. Nel complesso ha la forma di una piramide triangolare (fig. 3) coricata obliquamente secondo una diago-

nale del quadrilatero formato dall'area neuroepiteliale, con la base (rivolta verso il fondo della cavità e verso il margine craniale della macula) arrotondata e la parte apicale (rivolta verso l'apertura della cavità ed il margine caudale della macula) così sottile da ridursi ad una semplice membrana, perpendicolare alla superficie del neuroepitelio, sul quale si appoggia con un piede largo e sottile. Mi pare perciò giustificata la distinzione di una pars maior e di una pars minor, proposta da Kuhn, sebbene le due parti non mi sembrano separate, come le raffigura il detto autore. È la pars minor quella che aderisce alla parete inferiore della pars neglecta. La pars maior nella sua faccia caudale è incavata in senso verticale per tutta la sua lunghezza, così che pare percorsa da un solco.

La disposizione obliqua della cupola fa sì che la cavità sacciforme della pars neglecta sia divisa in due parti: una craniale, larga verso lo sbocco e stretta verso il fondo, l'altra caudale larga verso il fondo e stretta verso lo sbocco. La presenza del solco della faccia caudale della cupola ed una maggior concavità della parete inferiore in questo punto implicano che la parte caudale sia più ampia che la craniale.

La membrana della pars basilaris si presenta in modo molto diverso (fig. 2, B). È una sottile membranella, che forma un diaframma semilunare, il quale chiude la metà mediale del brevissimo canale, in cui è contenuta; col margine aderente delle sue corna è in intimo contatto coll'epitelio di rivestimento comune, col margine convesso della sua parte di mezzo, irregolarmente frastagliato, è in rapporto coi peli acustici dell'epitelio sensoriale. La sua struttura, come verrà illustrato dal dott. Donadei, è più semplice di quella della cupola della pars neglecta.

Se vi è una somiglianza riguardo all'apparecchio di copertura tra pars neglecta e pars basilaris del bufo, tale somiglianza è in ciò: che tanto l'una quanto l'altra contengono una membranella sottile, non parallela, ma perpendicolare alla superficie del neuroepitelio, aderente in parte all'epitelio comune di rivestimento, e quindi in condizioni favorevoli per poter vibrare, il che non si verifica per le cupole delle creste ampollari, che, negli anfibi, massicce e semplicemente sovrapposte al neuroepitelio, sono piuttosto adatte a seguire la corrente di un liquido, che a ripetere delle rapide vibrazioni.

Se si mette in rapporto la forma speciale della formazione tectoria della pars neglecta coll'esistenza nella medesima dell'area timpanale e di intimi rapporti col dotto perilinfatico, simili a quelli della pars basilaris, mi pare riesca molto avvalorata l'ipotesi di Gaupp e di Okajima, che la pars neglecta sia adibita alla funzione acustica. Benjamin, il quale è d'opinione che la pars neglecta (IV cresta acustica) degli altri animali sia organo ausiliario della funzione statica, rimane molto in dubbio se tale funzione si possa assegnare alla IV cresta degli anfibii, data la sua posizione, che non le permette di risentire delle correnti di liquidi provenienti dall'ampolla posteriore. Anche il differenziamento, non contemporaneo a quello delle creste ampollari, e la relazione genetica della macula neglecta con quella del sacculo e degli altri diverticoli saccolari, fino a un certo punto, depongono per una funzione della pars neglecta degli anuri diversa da quella delle creste delle ampolle. Però soltanto i dati di esperienze fisiologiche adatte potranno completare i dati morfologici per la sicura conoscenza di quest'organo, tuttavia alquanto enigmatico.

Riassunto. — Il neuroepitelio della pars neglecta di *bufo vulgaris*, insieme a quello della pars basilaris, prende origine dallo stesso epitelio alto, che formerà la macula della lagena e la macula del sacculo. In principio questo epitelio alto invade anche delle zone, che coll'avanzare dello sviluppo verranno a far parte dell'utricolo e specialente del suo recesso posteriore, verso l'ampolla posteriore.

L'apparecchio di copertura della macula neglecta, nello stesso animale, rassomiglia per struttura a quello di una cresta acustica, ma per la forma ne differisce, in quanto è molto allungato e di volume decrescente da un'estremità all'altra, in modo che la parte rivolta verso lo sbocco della pars neglecta nel sacculo, si riduce ad una lamina sottile, simile alla membrana tectoria della pars basilaris, anche perchè contrae aderenza coll'epitelio di rivestimento comune, mentre è sollevata sulla superficie del neuroepitelio, sul quale può vibrare.

NB. Una più particolareggiata descrizione dei modelli e l'indice bibliografico verranno dati nel lavoro del dott. Donadei.